Untersuchungen über die Entstehung und Entwicklung der Sexualorgane von Triticum, mit besonderer Berücksichtigung der Kernteilungen.

Inaugural-Dissertation

zur

Erlangung der Doktorwürde

bei der

philosophischen Fakultät

der Rheinischen Friedrich-Wilhelms-Universität zu Bonn

eingereicht und nebst den beigefügten Thesen verteidigt

am 10. März 1897, Mittags 12 Uhr

von

Max Koernicke

aus Bonn.

Opponenten:

S. H. Koorders, stud. phil.
A. Borgert, Dr. phil.
O. Bender, Dr. med.

Bonn,

Universitäts-Buchdruckerei von Carl Georgi.

1897.

ACAD.
LUGD.BAT.
BIBL.

Meinen lieben Eltern.

Untersuchungen über die Entstehung und Entwicklung der Sexualorgane von Triticum, mit besonderer Berücksichtigung der Kerntheilungen.

Von

Max Koernicke.

Mit 3 Zinkätzungen im Text.

Inhalts-Verzeichniss.

Einleitung:
Angabe des Untersuchungsobjektes.
Technische Behandlung desselben.

I. Entstehung und Entwicklung des Embryosacks.
II. Der Pollen; seine Entstehung und Entwicklung
Grundzüge der Entstehung und Entwicklung der Pollenkörner des Weizens mit Berücksichtigung ihrer Lage zum Antherengewebe.
Die Kerntheilungen in den pollenbildenden Zellen.
Das Verhalten des Cytoplasmas der pollenbildenden Zellen.
III. Die Reduction der Chromosomenzahl.
IV. Die Befruchtung.
V. Die Bildung des Endosperms.
VI. Die Antipoden.
VII. Das Verhalten des Ovulums im sich entwickelnden Fruchtknoten.

Einleitung.

Die vorliegende Arbeit verfolgt zunächst den Zweck, eine Entwicklungsgeschichte der Sexualzellen von Triticum zu geben. Im Anschluss an dieselbe soll auch noch die Befruchtung der Eizelle und die in- und ausserhalb des Embryosacks sich abspielenden Vorgänge geschildert werden.

Die Pflanze, welche ich für meine Untersuchungen verwandt habe, ist der Weizen und zwar eine Varietät des Zwergweizens, die von meinem Vater als Triticum compactum Host. var. splendens Al. beschrieben und abgebildet wurde[1]). Nur das im Verhältniss zu den übrigen Weizensorten sehr früh anhebende Wachsthum veranlasste mich, gerade diese Varietät zu wählen. Um die Untersuchung zu erleichtern, wurden die neuesten Fixirungs-, Färbungs- und Schneidemethoden angewendet. Als Fixirungsmittel diente das concentrirte Flemming'sche Gemisch von Chromosmiumessigsäure[2]). Ich liess die Objekte etwa 2 Tage in dieser Flüssigkeit, wusch sie dann 2 Stunden lang in fliessendem Wasser aus, worauf sie, mit 50 % Alcohol beginnend, alle 2 Stunden in höher procentigen übertragen wurden. Im 95 % und absoluten Alcohol beliess ich sie etwa je 1 Tag lang. Darauf wurde das Material zur Einbettung in Paraffin vorbereitet. Zunächst gelangte es aus dem absoluten Alcohol in ein Gemisch, welches aus Alcohol und Chloroform zu gleichen Theilen bestand. Hierin blieben die Objekte so lange, bis sie sämmtlich auf den Boden des Gefässes gesunken waren. Darauf wurden sie in reines Chloroform gebracht. Nachdem dies etwa 2 Tage, oft noch länger, auf sie eingewirkt hatte, kamen sie in Chloroform, welchem Spähne von Paraffin (45 ° Schmp.) zugesetzt waren, und wurden in einen Wärmeschrank bei ca. 58 ° C. gebracht. Aus dieser Mischung, worin sie etwa 1—2 Tage blieben, gelangten sie in Paraffin von 45 ° Schmelzpunkt und nach zweitägigem Verweilen in diesem wurden sie in Paraffin von 52 ° Schmelzpunkt gebracht, um 2—3 Tage in demselben zu bleiben.

Die so durchtränkten und gut eingebetteten Objekte wurden mit einem Jung'schen Mikrotom geschnitten, und zwar die jüngeren Stadien 5 bis 7,5 μ dick, während die Schnitte der älteren Objekte 10 μ oder 15 μ Dicke be-

---

1) Koernicke, Fr. A., Die Arten und Varitäten des Getreides, pag. 48, Tafel I, Fig. 5. Bonn 1885.

2) Zimmermann, A., Die botanische Mikrotechnik, p. 175, § 309. Tübingen 1892.

sassen. Vermittelst eines Gemisches von $^1/_2$ Eiweiss und $^1/_2$ Glycerin wurden die Schnittserien auf die Objektträger geklebt. Als dann das durch Erwärmen geschmolzene Paraffin durch rectificirtes Terpentin entfernt und dieses hinwieder mit absolutem Alcohol abgespült war, wurden die Schnitte in der bekannten 3 fachen Färbungsweise[1]) mit Safranin, Gentianaviolett und Orange G tingirt. Es genügte vollkommen die Schnitte etwa 10 Minuten in Safranin, 5 Minuten in Gentianaviolett und ca. 7 Minuten in Orange G zu belassen. Besonders wenn man sie längere Zeit, vielleicht $^1/_2$ Stunde, in Gentianaviolett liess, trat eine so starke Ueberfärbung, namentlich der Chromosomen, ein, dass alle Auswaschungsmittel nichts halfen, um die Intensität der Färbung zu mildern.

Bei gut tingirten Präparaten wurde das Cytoplasma der Zellen orange, oft bräunlich gefärbt, während der Kernfaden eine sehr schöne Violettfärbung erhielt, die oft jedoch, namentlich bei dicken und verschmolzenen Chromosomen, ins Schwärzliche überging. Die Kernkörperchen zeigten gewöhnlich röthliche Farbe; nur bei grösseren, die sich in den älteren Stadien der Antipodenkerne und einiger Pollenmutterzellkerne vorfanden, trat eine gelbliche Färbung der Nucleolen auf. Die Spindelfasern erschienen gewöhnlich bräunlich-violett gefärbt, doch konnten auch hier und da, namentlich in den ersten Theilungen des sekundären Embryosackkerns, rein violett tingirte Spindelfasern auftreten.

Eine eigenartige, von der geschilderten Farbenvertheilung abweichende Färbung erhielten gewöhnlich die Tapetenzellen der Antheren. Alle ihre Bestandtheile waren weinroth bis bräunlich roth gefärbt. Nur die Intensität dieser röthlichen Färbung war bei den einzelnen Zellelementen verschieden. Das Cytoplasma erschien am hellsten, der oder die Kerne hatten eine gesättigte weinrothe Farbe, während die Kernkörperchen als ganz dunkelrothe, fast schwarz erscheinende Kügelchen sich von ihrer Umgebung scharf abhoben.

1) Zimmermann, A., Die botanische Mikrotechnik. Tübingen 1892. pag. 182, § 323 u. § 324.

So vortheilhaft sich auch die Anwendung der geschilderten Fixirungs- und Färbemethoden für die Unterscheidung der übrigen Bestandtheile des Protoplasmas erwies, Centrosphären konnten durch sie nicht sichtbar gemacht werden. Hier und da war man zwar im Stande, an Kernen von Pollenmutter- und Embryosackzellen Cytoplasma-Ansammlungen an Punkten zu beobachten, wo man Centrosphären hätte vermuthen können, doch ein einigermaassen an die typische Centrosphärenform erinnerndes Bild konnte ich nicht erblicken.

Ueber die Entstehung und Entwicklung des Embryosacks bis zum Eintritt der Befruchtung.

Der Embryosack geht, wie es bei den Angiospermen Regel ist[1]), aus den subepidermoidalen Zellen am Scheitel des Nucellus hervor, und zwar wird die Embryosackinitiale direct zur Embryosackmutterzelle. Es wird also keine Tapetenzelle vorher gebildet.

Anders verhält sich in dieser Beziehung Cornucopiae nocturnum, welche Graminee von Guignard[2]) näher untersucht worden ist. Hier wird von der subepidermoidalen Nucelluszelle eine Tapetenzelle nach dem Scheitel des Nucellus hin abgegeben. Diese kann sich noch horizontal theilen, um eine Kappe von 2 Zellen zu bilden, die über der Embryosackmutterzelle liegt. Kehren wir nun zu Triticum zurück, so finden wir Folgendes.

Schon wenn das erste Integument angelegt wird, kann man bemerken, wie eine der unter der Epidermis des Ovulums liegenden Zellen in der Theilung inne hält und grösser wird, als die sie umgebenden Zellen, welche sich durch lebhafte Theilung vermehren. Die so entstehende grosse Zelle ist die Embryosackmutterzelle (cf. Fig. A und Tafel-Fig. 1). Durch weiteres Wachsen nimmt sie schliesslich an Umfang so zu, dass sie manchmal mehr als den

1) Strasburger, E., Die Angiospermen und die Gymnospermen. Jena 1879.

2) Guignard, L., Recherches sur le sac embryonnaire des Phanérogames Angiospermes.

dritten Theil des Nucellus ausmacht und 8, ja oft sogar 10 mal grösser ist, als die Zellen, welche das sie umgebende Nucellargewebe aufbauen. Bei dieser Grösse ist sie dicht mit Plasma erfüllt. Niemals kann man in ihr eine Vakuole bemerken. Der Kern, welcher Anfangs näher dem Nucellusscheitel lag, rückt alsbald in die Mitte der Zelle. Auch er hat an Grösse stark zugenommen, und sein Chromatingehalt hat sich bedeutend gesteigert. Sein Fadenwerk färbt sich intensiv violett, während das gewöhnlich in Einzahl vorhandene grosse Kernkörperchen eine mehr oder minder weinrothe Färbung annimmt. Der ruhende Kern (wie er in der Tafel-Figur 1 dargestellt ist) zeigt ein Netzwerk von ausserordentlich feinen, violett tingirten Kernfäden, welche in complicirter Weise durcheinander gewirrt sind und an den Berührungsstellen zu anastomosiren scheinen. Dies zarte Gerüstwerk schliesst ein röthliches Kernkörperchen ein.

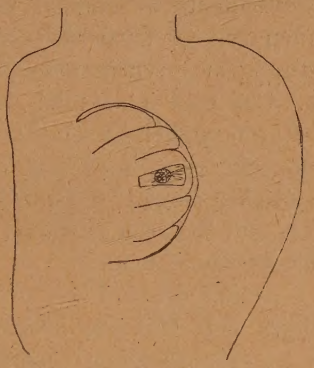


Fig. A. Längsschnitt durch eine junge Fruchtanlage, die Embryosackmutterzelle zeigend. Vergr. 110.

Das den Kern umgebende Cytoplasma zeigt eine sehr deutliche strahlige Streifung, welche sich von der Kernwandung nach der Membran der Embryosackmutterzelle hinzieht. Dieser ganzen Schilderung und der Tafel-Fig. 1 zu Folge gleicht die Embryosackmutterzelle von Triticum auffallend der von Guignard für Lilium Martagon abgebildeten, in deren Kern sich eine Reduction der Chromosomenzahl vollzieht. Auch hier findet eine solche Reduction statt. Während sich nämlich in Kernen vegetativer Zellen fast constant 16 Kernsegmente nachweisen liessen, findet man nach Zerfall des Kernfadens in der Kernhöhle der Embryosackmutterzelle die Hälfte dieser Zahl, nämlich 8, vor.

Das Cytoplasma zeigt auch in diesem Stadium strahlige Structur. Man kann deutlich Fäden unterscheiden, die bei

der Kernwandung entspringend nach den Zellwänden hinlaufen.

Was die äussere Gestalt der Chromosomen betrifft, so scheint es, als ob sie, die Anfangs mehr rundlichen Stäben gleichen, sich bald abflachen und die Form von kurzen Bandstückchen annehmen. Gleichzeitig treten zwei parallele Reihen von Chromatinkörnern in ihnen hervor, die durch einen heller erscheinenden mittleren Streifen getrennt werden. Das Bild ist ähnlich demjenigen, das Guignard für die Chromosomen im Embryosackkern von Lilium Martagon dargestellt hat. Bald beginnen bei diesen Kernsegmenten die Zeichen einer Längsspaltung aufzutreten, deren Resultat Ring- und Y-Chromosomen sind, die man oft in der Kernhöhle beobachten kann.

Ausser diesen Chromosomen kann noch ein grösseres, gelblich gefärbtes Kernkörperchen in der Kernhöhle liegen. Oft ist es aber schon verschwunden.

Es kommt nun zur Ausbildung der Kernspindel, in deren Aequator die Chromosomen zur Kernplatte dicht zusammengedrängt werden. Die Spindelfasern sind relativ stark und färben sich violett. Die Kernsegmente zeigen eine röthlich violette Färbung. Im Stadium des Auseinanderweichens der Tochtersegmente an der Spindel kann man beobachten, dass sie V-Form besitzen (cf. die Tafel-Figur 2). Auch ist bei diesem Stadium die Zahl des Chromosomen gut zu controliren, und wir finden, dass 2×8 Tochtersegmente vorhanden sind (cf. Tafel-Figur 2). Das diese Spindel umgebende Cytoplasma färbt sich mehr bräunlich.

Die weiteren Schritte, welche zur Bildung des Embryosacks führen, vollziehen sich in der für die Gramineen üblichen Weise, wie sie von A. Fischer[2]) geschildert worden sind.

Die Embryosackmutterzelle zerfällt in 4 übereinander-

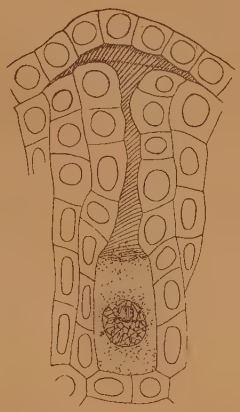
---

1) Guignard, L., Nouvelles études sur la fécondation. Annales des sciences naturelles, Botanique, Tome XIV. Pl. 13. Fig. 48 u. 49. Paris 1891.

2) Fischer, A., Zur Kenntniss der Embryosackentwicklung einiger Angiospermen. Jenaische Zeitschr. für Naturwiss. XIV, 1880.

liegende Tochterzellen (cf. Fig. B). Diese sind durch ziemlich stark gequollene Scheidewände von einander getrennt. Eine besonders starke Quellung findet man zwischen der Epidermis des Nucellus und der obersten Zelle, und ist auch in ähnlicher Weise von Fischer[1]) für Alopecurus pratensis und Sesleria caerulea beschrieben und abgebildet worden. Die unterste dieser 4 Zellen nimmt an Umfang zu und entwickelt sich zur Embryosackzelle weiter, während

Fig. B. Die 4 aus der Embryosackmutterzelle hervorgegangenen Zellen. Die schraffirten Stellen bezeichnen die gequollenen Scheidewände. Vergr. 415.



Figur C. Verdrängungsstadium. Der schraffirte Theil deutet die verschleimten Reste der drei Zellen an, welche durch die vierte, die zum Embryosack wird, verdrängt wurden. Vergr. 415.

die 3 über ihr liegenden Schwesterzellen allmählich desorganisirt und verdrängt werden (cf. Fig. C). Durch diese Desorganisation entstehen Bilder, welche auffallend an die von Fischer[2]) für dasselbe Stadium bei Sesleria dargestellten erinnern.

Auch bei Triticum lässt sich, wie bei der erwähnten von Fischer untersuchten Sesleria der Nutzen, den die Quellung der Wände zwischen der Epidermis und der obersten Tochterzelle mit sich bringt, leicht einsehen.

---

1) ibid. 2) ibid.

Durch sie wird das obere Nucellargewebe auseinandergehalten und so der Raum vorgebildet, in welchen die verschleimten Reste der 3 desorganisirten Zellen durch die wuchernden angrenzenden Zellen des Nucellus hineingepresst werden können.

Die letzten Ueberreste der verdrängten Zellen sind noch sichtbar, wenn der Embryosackkern sich getheilt hat, und liegen kappenartig über dem jungen Embryosack. Nach Anwendung der Safranin — Gentiana violett — Orange G.-Methode erhielten sie eine dunkelpurpurne Färbung. Bei diesem Stadium sieht man die zwei ausgebildeten Tochterkerne, durch eine Vacuole getrennt, an den entgegengesetzten Enden des Embryosacks liegen. Die bevorzugte Grössenzunahme eines dieser beiden Kerne, wie sie Guignard im Embryosack von Lilium Martagon beschrieb [1]), konnte ich nicht beobachten. Bald beginnen diese beiden sich zu theilen, so dass 4 Kerne alsdann im Embryosack liegen, und zwar 2 am Chalazaende, 2 am Mikropylenende des Embryosacks. Beide Paare sind durch 2 grosse Vacuolen getrennt. Durch die folgende Zweitheilung der Kerne entstehen 2 Kerngruppen von je 4 Kernen. Von den am Mikropylenende liegenden 4 werden 2 zu Kernen der Synergiden, einer wird zum Kern der Eizelle, während der vierte, von Guignard „oberer Polkern" genannt, frei im Embryosack liegen bleibt. Von der diesen gegenüber am entgegengesetzten Ende des Embryosacks liegenden zweiten Gruppe von 4 Kernen werden 3 zu Antipodenkernen. Auch hier bleibt der vierte frei und liegt am meisten dem Innern des Sacks zugerückt. Dieses Stadium, in dem der Embryosack 8 Kerne enthält, ist bei Triticum nur selten anzutreffen. Es beginnt nämlich sofort eine ganz ungeheure Vermehrung der Antipodenkerne und zwar, wie mir scheint, durch direkte Theilung. Ein Spindelstadium habe ich wenigstens in den nach Hunderten zählenden Antipodenkernen, die ich daraufhin untersuchte, nie finden können.

---

1) Guignard, L., Nouvelles études sur la fécondation. Paris 1891. pag. 187, Fig. 58.

Während der Embryosack sich vergrössert, wandern die beiden Polkerne auf einander zu. Ich sah den oberen und den unteren Kern nur noch wenig von einander entfernt. Die Nucleolen beider, welche eine im Verhältniss zum Umfang der sie umschliessenden Kerne erstaunliche Grösse zeigten, lagen der späteren Berührungsstelle der beiden Kerne genähert.

Bald liegen beide Polkerne in Gestalt zweier Kugeln neben einander, wobei jeder noch seinen Nucleolus besitzt. Dann platten sie sich an ihrer Berührungsstelle ab und bleiben eine Zeit lang so neben einander liegen, indem jeder seine eigene Wandung behält (cf. Tafel-Fig. 3). Vor dem Befruchtungsakte jedoch lösen sich die sie trennenden Wandtheile Anfangs an einigen Stellen (cf. Tafel-Fig. 4), später, wie es scheint, vollständig auf, wobei anzunehmen ist, dass eine Verschmelzung der Inhalte beider Kerne sich vollzieht. Schliesslich verräth nur noch ein feiner, dunkler Streifen, der ringförmig um den sekundären Embryosackkern läuft, dessen Entstehungsweise. Denn auch die Nucleolen beider Kerne haben sich nach Auflösung der trennenden Wandung mit einander vereint und sind zu einem einzigen verschmolzen.

Während dieser Vorgänge, welche zur Bildung des sekundären Embryosackkerns führten, haben sich die vorher kaum sichtbaren Hautschichten der Synergiden und der Eizelle etwas verstärkt. Im Gegensatz zu der mehr länglichen, schlauchförmigen Gestalt der Synergiden zeigt die Eizelle eine mehr ballonähnliche Form. Synergiden und Eizelle besitzen in ihren Kernen je 1 Nucleolus. Sie zeigen bis zum Eintritt der Befruchtung keine weiteren, bemerkbaren Veränderungen. Im gegenüberliegenden Ende des Embryosackes jedoch herrscht reges Leben. Die Antipodenkerne theilen sich wieder und immer wieder, und immer von Neuem bilden sie durch kreisförmige Abgrenzung des sie umgebenden Plasmas neue Zellen. Dabei ist keine Abnahme des Chromatingehaltes der Kerne zu bemerken. Vielmehr haben die Antipoden das Aussehen von sehr lebensfähigen Zellen. Jede Antipodenkernhöhle ist von tief violett gefärbtem Fadenwerk erfüllt, welches 1 oder 2 wein-

rothe Kernkörperchen umgiebt. Das sie umschliessende Cytoplasma zeigt sehr dichte Struktur und röthliche Tinktion. Die Zahl der Antipoden steigt in Folge der eben erwähnten lebhaften Kerntheilungen sehr. Ich habe im Laufe der Entwicklung 12, 16, 20, ja bei dem Entwicklungsstadium des Embryosacks, wo die Vereinigung der beiden Polkerne zum sekundären Embryosackkern vollzogen ist, 36 und mehr Antipoden zählen können. Auch Hofmeister[1]) giebt für die Triticeen eine höhere Antipodenzahl, als bei anderen Pflanzen an, doch hat er bloss 6—12 gezählt. Der fertig ausgebildete Embryosack zeigt birnförmige Gestalt, und zwar liegt der weiter ausgebuchtete Theil der Chalaza zu und birgt die Antipoden in sich, der engere, sich zuspitzende Theil enthält den sekundären Embryosackkern, die beiden Synergiden und das Ei und wird durch die anstossende Kernwarze von der Mikropyle getrennt.

Die ganze Anlage und Entwicklung des Embryosacks weist also darauf hin, dass er durch Vergrösserung einer Zelle entsteht, welche die anderen verdrängt, und dass eine Entstehung durch Verschmelzung zweier oder mehrerer Zellen, wie sie Vesque[2]) für die angiospermen Phanerogamen angiebt, ausgeschlossen ist.

Der Pollen.

Seine Anlage und Entwicklung bis zur Reife.

Kurz bevor sich die Fruchtknotenanlage deutlicher aus der Blüthenaxe hervorzuheben beginnt, erscheinen an 3 gleichweit von einander entfernten Punkten der Peripherie des halbkugeligen Scheitels der Blüthenaxe kleine Höcker, welche Anfangs mehr kugelig, bald eine längliche Form annehmen, welche Entwicklungsweise auch Holzner[3]) für die Gerste angiebt. Dies sind die Anlagen der Antheren.

1) Hofmeister, W., Neue Beiträge zur Kenntniss der Embryobildung der Phanerogamen. II. Monokotyledonen, pag. 677.

2) Vesque, J., Developpement du sac embryonnaire des Phanérogames angiospermes. Annales des sciences naturelles, Tome VI, Ser. 5. 1878.

3) Lermer und Holzner, Beiträge zur Kenntniss der Gerste. München 1888.

Zur Zeit, wo sich die Anfänge des Staubfadens erkennen lassen, zeigt der Querschnitt einer dieser Antherenanlagen die Form eines Trapezes, dessen Ecken abgerundet und dessen Wände eingebuchtet erscheinen. Die Ecken stülpen sich allmählich immer weiter vor. Wenn man eine derselben auf dem Querschnitt betrachtet, so kann man in Kreisen um eine centrale Zelle angeordnet 3 der Antherenwandung angehörende Zelllagen unterscheiden. Die mittlere Schicht verdoppelt sich bald durch pericline Scheidewände, so dass uns jetzt von aussen nach innen vorschreitend folgende 4 Zellschichten entgegentreten.

Zunächst das Exothecium, die Epidermis der Anthere. Ihre langgestreckten, lang ausgezogene Kerne einschliessenden Zellen sind peripherisch in einem Kreise angeordnet, der theilweise dem Connectiv ansitzt. Da verhältnissmässig wenige Zellen diesen äusseren Antherenwandungsring aufbauen, so erscheinen diese bogenförmig gekrümmt. Auch die langen Kerne folgen dieser Krümmung ihrer Zellen.

Unter der Epidermis liegt die spätere fibröse oder Faserschicht, auch Endothecium genannt.

Nach innen zu grenzt an diese eine im Zellbau mit ihr ganz übereinstimmende Zelllage, die später verdrängt und aufgelöst wird.

Als innerste Wandung folgt die Tapetenschicht. Auch sie geht später zu Grunde bei der fortschreitenden Entwicklung der Zellen, welche den Pollen bilden sollen. Sie unterscheidet sich ihrem Aussehen nach von den beiden vorher erwähnten Schichten. Die Zellen sind nämlich grösser als die letzterer und besitzen zuerst einen dunkelrothen Kern mit 1 bis 3 Nucleolen. Dieser Kern theilt sich später, so dass man in den folgenden Entwicklungsstadien der Anthere in den Tapetenzellen constant zwei Kerne findet, welche immer Kernkörperchen enthalten.

Im Gegensatz zu den sich purpurroth tingirenden Tapetenzellkernen sind die Kerne der 3 anderen nach aussen folgenden Schichten schön violett gefärbt. Auch scheinen die Zellen der letzteren nicht so dicht mit Cytoplasma erfüllt, wie die Tapetenzellen. Alle diese 4 Schichten bilden concentrisch angeordnete Ringe. Die von ihnen frei-

gelassene, kreisförmige Höhlung wird eingenommen von einer Reihe primordialer oder Ur-Mutterzellen des Pollens. Diese theilen sich wiederholt und stellen einen Zellstrang vor, der die Längsachse der Anthere durchzieht[1]).

Der Querschnitt erhält so das Aussehen eines Rades, dessen äussere Rundung von der Antherenwandung gebildet wird. Die radialen Pollenmutterzellwände entsprechen den Speichen, deren jeweilige Zwischenräume durch je eine Pollenmutterzelle ausgefüllt werden. Jede dieser so entstandenen Mutterzellen berührt mit ihrer Aussenseite die Wandung der Anthere. Eine solche Theilung dieser Zellen, durch welche eine derselben in die Mitte des Antherenfaches, von allen anderen umgeben, gelangen sollte, ist ausgeschlossen. So wird man nie eine Mutterzelle des Pollens von Triticum finden, welche allseitig von den Wandungen ihrer Schwesterzellen begrenzt wäre.

Natürlich theilten sich die Urmutterzellen des Pollens gemäss dem weiteren Wachsthum der Anthere auch in der Richtung der Längsaxe des Pollensacks, so dass ein Längsschnitt durch die Anthere zwei nebeneinander herlaufende, ununterbroche Reihen solcher Zellen zeigt. Getrennt werden diese Zellen durch sehr zarte, orange sich färbende Lamellen, welche im Durchschnitt feinen Strichen gleichen.

Das Auftreten der Tapetenschicht bezeichnet ungefähr den Zeitpunkt, wo in den Mutterzellen des Pollens die neuen Entwicklungsvorgänge eingeleitet werden. Sie be-

---

1) Vergl. zu diesem Gegenstand:

E. Warming, Untersuchungen über pollenbildende Phyllome und Kaulome in Hanstein, Botanische Abhandlungen aus dem Gebiet der Morphologie und Physiologie. II. Band, 2. Heft. Bonn 1873.

Ph. van Tieghem, Traité de Botanique, Structure de l'Androcée, pag. 874 und folg. Paris 1891. Ed. II.

K. Goebel, Vergleichende Entwicklungsgeschichte der Pflanzenorgane. III. Abtheilung. 1. Kapitel, Entwicklungsgeschichte der Sporangien. Breslau 1883.

L. Guignard, Recherches sur le developpement de l'anthère du Pollen des Orchidées. Annales des sciences nat. 6. Serie Botanique, Tome XIV, pag. 26–45. Paris 1882.

nutzen ihren Ruhezustand zunächst dazu, sich dicht mit Plasma anzufüllen und zu wachsen. Auch die Kerne nehmen an Grösse, Chromatingehalt und damit auch an Tinktionsfähigkeit zu und schliessen gewöhnlich 1 oder mehrere grosse Nucleolen ein. Der Umfang der definitiven Pollenmutterzellen verhält sich zu der durchschnittlichen Grösse der sie umgebenden vegetativen Zellen wie 5 : 1; doch kommen noch auffallendere Grössenunterschiede vor.

Während die Pollenmutterzellen nun durch Aufnahme von Nährstoffen zu der folgenden Tetradenbildung Substanz sammeln, beginnt auch die Ausbildung von Pollenmutterzellwänden um die einzelnen Zellen. Hierbei wird die Lamelle, welche sie vorher trennte, schrittweise mehr oder weniger aufgelöst und verwandelt sich anscheinend in einen zähen Schleim. Unterdessen schreitet auch die Vergrösserung der Anthere durch lebhafte Theilung ihrer Zellen in Länge und Breite fort, wobei eine Veränderung der äusseren Form der Pollenmutterzellen vor sich geht. Diese sind nämlich zunächst noch, ähnlich wie die Urmutterzellen, isodiametrisch polygonal. Wenn jedoch die Mittellamellen sich auflösen und die Pollenmutterzellen sich mit einer eigenen Membran umkleiden, runden sie sich ab und nehmen kugelähnliche Form an, zeigen also im Durchschnitt Kreisform. Bei dem nun folgenden Wachsthum und der damit verbundenen Streckung der Anthere werden die durch den zähen Lamellenschleim zusammengeklebten Pollenmutterzellen auseinander gezogen (cf. Tafel-Figur 5). Sie strecken sich, so dass ihre vorherige Kugelform in die Form eines Eies übergeht, ihr Längsschnitt also ellipsoidische Umgrenzung zeigt. Bei dem Ausziehen der Kugel in die Ellipsoid-Form ist der Querdurchmesser kleiner geworden. Dieser Umstand und das weitere Wachsthum der Anthere in die Breite veranlasste die Entstehung einer Lücke, welche sich durch die Anthere von oben nach unten ununterbrochen fortsetzt. Die Pollenmutterzellen kleiden so in einschichtiger Lage die Antherenhöhle aus, mit einer Seite angeheftet an die angrenzende Tapetenschicht der Anthere.

Beim Auseinanderweichen der Pollenmutterzellen,

welches zur Bildung der Lücke führte, zog sich der Schleim der sich auflösenden Lamellen in Strängen zwischen den nach dem Innern zu gelegenen Theilen der Pollenmutterzellwandungen kreuzweise hin und her. Als nun das Antherenwachsthum weiter fortschritt, rissen diese Verbindungsstränge, contrahirten sich und ragen jetzt als kleine, orange gefärbte Wärzchen oder Zäpfchen in die Lücke hinein, wie man leicht auf Quer- und Längsschnitten constatiren kann. Auf Längsschnitten kann man auch noch bemerken, wie Schleimstränge auch in der Längsrichtung die durch das Längenwachsthum der Anthere auseinandergewichenen Pollenmutterzellen verbinden. Hier und da haften jedoch noch 2 oder 3 dicht an einander, ohne durch Schleimbrücken verbunden zu sein. Vielmehr werden sie noch durch die ungelöste Anfangslamelle gegen einander abgegrenzt. Auch hier zeigt der jeweilige Längsschnitt nur 2 an den Wänden liegende Reihen von Pollenmutterzellen, welche am oberen und unteren Ende der Antherenhöhle zusammentreffen. Die Anordnung der Pollenmutterzellen auf einem solchen Schnitt lässt sich mit der einer Perlenkette vergleichen, deren Glieder unregelmässig aufgereiht erscheinen. Bald jedoch verflüssigt sich der Mittellamellenschleim und verschwindet. Jetzt nehmen auch die Pollenmutterzellen, befreit von der an 2 entgegengesetzten Seiten wirkenden Zugkraft der Schleimstränge, wieder ihre frühere Kugelgestalt an. Dann theilen sie sich durch zwei kurz aufeinander folgende Theilungsschritte, um die Pollenkörner zu bilden.

Nachdem wir uns im Vorhergehenden über die Entstehung und das Verhältniss der Pollenmutterzellen zu den sie umgebenden Antherentheilen orientirt haben, wollen wir Verhalten einer Pollenmutterzelle und besonders das ihres Kerns ins Auge fassen und die Theilungen beobachten, die zur Bildung der Tetraden führen.

Die definitive Pollenmutterzelle wird von einer ziemlich derben, sich violett tingirenden Zellmembran umgeben. Der Kern, der in einer vom umgebenden Cytoplasma freigelassenen Kernhöhle liegt, befindet sich gewöhnlich im Cen-

trum der Zelle. Nur selten kommt es vor, dass seine Lage sich etwas nach der Zellwandung zu verschoben hat. Sein Aufbau erinnert zuerst sehr an den des Embryosackmutterzellkerns. Auch hier zeigt sich im Gerüststadium ein überaus feiner, netzartig verschlungener Faden, der, violett tingirt, in seinem Innern ein zart rosa gefärbtes Kernkörperchen einschliesst. Dieses Gerüststadium ist sehr empfindlich, und schön fixirte und gefärbte Präparate hiervon sind nicht leicht zu erhalten. Neben mehreren sehr schönen Präparaten, welche das Fadennetz gleichmässig ausgebreitet zeigten, erhielt ich viele Pollenmutterzellen, in denen der Kernfaden contrahirt war und einen unregelmässig contourirten schwärzlichen Klumpen darstellte. Einige Fadenschlingen waren noch nicht eingezogen, sondern hafteten theilweise mit ihren Umbiegungsstellen an derKernwandung fest. Sie hatten durch die eintretende, innere Contraction einen Theil derselben in die Kernhöhle hineingezogen, so dass hügelige Vorwölbungen der Kernmembran in die Kernhöhle hinein entstanden waren. Andere dagegen hatten sich bei zunehmender Contraction von der Kernwand losgelöst. Ihre freigewordenen Schlingen ragten unregelmässig lang aus dem Kernfadencomplexe in die Kernhöhle hinein. Dabei war immer das ziemlich voluminöse Kernkörperchen, welches vorher im Kerngerüste selbst lag, durch die Contraction aus dem Fadenklumpen mehr oder minder vollständig hinausgepresst worden und lag in Folge dessen gewöhnlich an der Peripherie desselben.

Der nächste Zustand, der sich mir in den Präparaten darbot, zeigte die Quersegmentirung des dicker gewordenen Kernfadens, welche zur Bildung der einzelnen Chromosomen führt. Theilweise wurde die Untersuchung der Struktur dieser Kernsegmente dadurch sehr erschwert, dass sie durch ihren Chromatinreichthum mit grosser Energie das Gentianaviolett festhielten, welcher Umstand auf der anderen Seite jedoch eine genauere Feststellung ihrer Zahl erleichterte. Diese Zählung der Chromosomen war aber wieder mit anderen Schwierigkeiten verknüpft. Die zur Untersuchung der einzelnen Segmente sehr vortheilhaften dünnen Mikrotomschnitte durchtheilten oft die Kernhöhlen und manchmal

auch die einzelnen Chromosomen, welche ausserdem noch sehr spröde waren, so dass sie beim Eindringen des Mikrotommessers öfters in kleinere Stücke zerbrachen. Hierdurch war die Ausführung einer genauen Zählung, welche zu einer sicheren Angabe der Gesammtzahl hätte führen können, schwer zu bewerkstelligen. Erst durch sorgfältige Untersuchung einer grossen Menge von Kernhöhlen in den Pollenmutterzellen sehr vieler Präparate liess sich eine sichere Zahl der Segmente feststellen. Und so kann ich denn mit grosser Gewissheit 8 Chromosomen für den Kern der Pollenmutterzelle von Triticum angeben. Es ist also auch hier eine Reduction der Chromosomenzahl auf die Hälfte eingetreten. Die Formen dieser Kernsegmente sind sehr verschieden. Manche haben das Aussehen zweier, der Länge nach aneinander gelegter Stäbchen, manche wieder sind wie ein Y oder ∞ geformt, andere schliesslich, und dies ist am häufigsten der Fall, weisen ringförmige Gestalt auf (cf. Tafel-Figur 6) und erinnern dadurch sehr an die in der Höhle des Embryosackmutterzellkerns vorkommenden und früher geschilderten[1]) Chromosomen.

Alle diese Formen aber haben das Gemeinsame, dass sie durch eine Längsspaltung der Chromosomen entstanden sind. Aus einer solchen lassen sich alle genannten Formen erklären. Was die Lage dieser Chromosomen betrifft, so findet man einen Theil in der Kernhöhle, wie es scheint, frei zerstreut, während ein anderer der Kernwandung anhaftet und dort langsam mit der Trennung seiner Hälften beginnt.

Kurz bevor die Spindel sich anlegt, findet man neben ringförmigen Chromosomen oft auch solche, die eine eigenthümlich klumpige Gestalt erhalten haben. Diese klumpigen Gebilde entstanden allem Anschein nach dadurch, dass der Zwischenraum zwischen den ringförmigen Segmenttheilen verschwand, ob durch Contraction oder durch Zunahme von Chromatin, muss ich dahingestellt sein lassen.

Viele dieser klumpigen Chromosomen zeigen die Form eines etwas länglichen Rhombus mit abgestumpften, theil-

1) Vergl. pag. 154.

weise abgerundeten Ecken. Bei der durch diese rhombische Contour abgegrenzten Chromatinmasse kann man deutlich eine Trennungslinie beobachten, welche in der Richtung der kürzeren Rhombusdiagonale verläuft. Der Rhombus wird also zusammengesetzt aus 2 Chromatintheilen, welche einzeln die Form eines gleichschenklichen Dreiecks haben, dessen Ecken abgestumpft und dessen Seiten etwas eingebogen erscheinen. Mit den Grundlinien liegen sie an einander. Dass diese rhombisch umgrenzten Chromosomen nur Modifikationen des in der Kernhöhle vorkommenden ringförmigen Typus sind, das zeigen uns die an den ausgebildeten Spindeln allgemein verbreiteten Chromosomen, welche noch eine Lücke zwischen sich einschliessen. Allerdings haben sie, als sie zur Kernplatte zusammengedrängt wurden, eine mehr elliptische Form angenommen, wobei auch die Lücke aus ihrer Kreisform in eine langgestreckt elliptische überging (cf. Tafel-Fig. 7) und sich oft nur als ein heller Streifen markirt. Die beiden Segmenthälften haben einzeln die Form eines U oder auch V, dessen Schenkel einander stark genähert sein können. Die Schenkelenden der beiden U treffen aufeinander und hierdurch kommt die erwähnte Ellipsenform der Chromatinkörper zu Stande. Durch die Contraction der an den Umbiegungsstellen ansetzenden Zugfasern gelangen die beiden Chromosomtheile an die entgegengesetzten Spindelpole. Dabei können die einander genäherten Schenkel der Uförmigen Chromosomen etwas auseinderweichen, so dass man an den Polen oft Segmenten begegnet, welche die Gestalt eines U aufweisen.

Wenn die neue Zellwand auftritt, befinden sich die Kerne im Knäuelstadium und zwar zeigen sie ein sehr lockeres Chromatinbandgeflecht, das viele Lücken freilässt, durch welche das Licht hindurch tritt (cf. Tafel-Figur 8). Nucleolen sind hierbei nie zu bemerken. Auch habe ich nie einen Ruhezustand der Kerne beobachten können. Aus dem Chromatinbandgeflecht sondern sich sehr bald die Segmente heraus, welche sich an die sofort auftretenden Spindeln anlegen. Ihre Gestalt lässt sich auf die V-Form zurückführen. Beide Schenkel dieses V haben sich aber zusammengelegt. Mit den an einander liegenden Schenkel-

enden sitzen sie den Spindelfasern an. Durch die Wirkung der an ihnen haftenden Zugfasern werden die Schenkel des V von einander getrennt und weichen auseinander. Auf ihrem Wege nach den Polen krümmen sie sich etwas. Es liegen schliesslich an den Polen 8 gebogene Chromosomen (cf. Tafel-Fig. 9) — hier und da konnte man auch 7 zählen —. Diese verschmelzen bald zu einem dicken, dunkelviolett gefärbten Chromatinfaden, der sich zu einem lockeren Knäuel verschlingt.

Währenddessen sind in beiden Schwesterzellen die Zellwandungen angelegt worden. Diese wachsen schnell weiter und haben bald eine Theilung beider Zellen in 4 bewirkt. Die neuen Wände haben sich senkrecht zu derjenigen ausgebildet, welche die Pollenmutterzelle in ihre 2 Tochterzellen zerlegte. So sind die Tetraden erzeugt, von denen eine jede Zelle sich zu einem Pollenkorn entwickelt. Jede einzelne nimmt zunächst stark an Plasma zu, auch die Kerne scheinen noch chromatinreicher zu werden. Die Zellen runden sich allmählich ab, werden grösser und umgeben sich mit einer Exine. Hierbei fallen die Tetraden auseinander. Die freien Pollenkörner werden noch mit einer Intine und einem behöften Porus versehen. Bei dem Wachsthum des Pollenkorns wird das vorher so dichte Cytoplasma und zugleich auch der Kern weiter ausgedehnt, ohne dass nach Bildung der Exine organische, sichtbare Stoffe neu aufgenommen würden. Dadurch verlieren beide an Intensität der Tingirbarkeit. Das Cytoplasma, welches in seinem dichten Zustande bräunlich gefärbt wurde, nimmt jetzt eine leichte Orangefärbung an. Seine frühere, faserige Structur verschwindet. Ebenso verliert der Kern seine tiefviolette Farbe. Er nimmt an Umfang um mehr als das Doppelte zu. Hierdurch wird der vorher schon ziemlich locker verschlungene, derbe Kernfaden weiter auseinander gezogen, er wird zarter; in Folge dessen erscheint er nicht mehr so dunkel violett gefärbt, wie vorher.

Während wir seit dem Pollenmutterzellenstadium keinem Kernkörperchen mehr im ganzen Gang der Entwicklung zur Pollenbildung begegnet waren, tritt jetzt wieder ein solches auf.

Vor der Reife vollzieht sich eine indirekte Theilung des Kerns, die zugleich von einer Theilung des Pollenkorns in 2 Zellen begleitet ist. Die Anzahl der Chromosome konnte nicht festgestellt werden, da die wenigen Spindelstadien, welche beobachtet werden konnten, nie eine Polansicht zeigten, sondern nur in Profilstellung studirt werden konnten. Hierbei waren die allerdings intensiv violett gefärbten Chromosome gegenseitig so verdeckt, dass eine genaue Zahlenangabe unmöglich wurde. Wenn man jedoch einzeln liegende Chromosome mit der Masse des an den Spindelpolen liegenden Chromosomen-Complexes vergleicht, so muss man annehmen, dass auch hier die reducirte Zahl der Segmente beibehalten worden ist.

Durch die Zelltheilung, welche diese Karyokinese im Gefolge hat, werden zwei Zellen gebildet, die sich durch Grösse und Form wesentlich von einander unterscheiden (cf. Tafel-Fig. 10). Es entsteht nämlich eine den Hauptheil des Pollenkorns einnehmende vegetative Zelle und eine viel kleinere generative Zelle von ellipsoidischer Form. Beide Zellen besitzen Kerne mit violett tingirtem Chromatininhalt, welche je ein Kernkörperchen von weinrother Farbe einschliessen. Der Kern der vegetativen Zelle erreicht fast die Grösse der ganzen generativen Zelle. Die Form der Kerne beider Zellen ist gewöhnlich ellipsoidisch, doch kann man manchmal in der generativen Zelle einen Kern von Kugelgestalt finden. Da, wie ein Vergleich des zweizelligen mit dem einzelligen Pollenkorn zeigt, eine weitere Grössenzunahme der Pollenkornhülle erfolgt ist, ohne dass der Plasmainhalt einen Zuwachs erhalten hat, so nimmt es uns nicht Wunder, wenn wir beobachten, dass der zarte Cytoplasmainhalt der vegetativen Zelle sehr selten gut fixirt ist. Er zeigt sich vielmehr gewöhnlich von der Wandung abgelöst und contrahirt. Gewöhnlich besitzt er mehrere Vakuolen.

Im Gegensatz dazu erscheint der vakuolenfreie, dichtere Cytoplasmainhalt der kleinen, generativen Zelle immer gut fixirt und gewöhnlich auch dunkler gefärbt, als der erstere.

Bezüglich der Lage dieser reifen Pollenkörner in der Anthere ist zu bemerken, dass, während von den Mutter-

zellen des Pollens an bis zur Tetradenbildung ausschliesslich eine wandständige Lage der Zellen zu beobachten war, jetzt diese Stellung verlassen wird, und die reifen Pollenkörner überall in der Antherenhöhlung zertreut liegen.

Der vorausgehende Abschnitt beschäftigte sich vorwiegend mit den Kernen der pollenbildenden Zellen und ihren Theilungen. Jetzt wird es unsere Aufgabe sein, das Verhalten des Cytoplasmakörpers dieser Zellen zu beobachten.

Das Cytoplasma der Pollenurmutterzellen ist gleichmässig körnig. Seine Färbung ist orange. Diese Orangetinktion zeigt sich noch fast in derselben Schönheit in den jungen Mutterzellen, und dauert so lange an, als der Kern sich im Ruhezustande befindet. Eine Pollenmutterzelle in diesem Stadium gewährt einen hübschen Anblick, da gerade in diesem Entwicklungzustande die für die Safranin-Gentianaviolett-Orange G. Tinktion charakteristische Färbung der Zellelemente auftritt. Das zarte Gerüstwerk des Kernfadens erscheint schön violett, das in ihm liegende Kernkörperchen röthlich und die umgebende Cytoplasmamasse orange gefärbt. Schon jetzt tritt eine feine, jedoch deutlich erkennbare, faserige Structur und damit eine leicht bräunlich-violette Färbung des Cytoplasma auf, und zwar ist eine radiale Anordnung der Fasern zu bemerken, indem diese von der Kernhöhle strahlenartig der Peripherie der Zelle zu laufen. Anfangs ist es noch verhältnissmässig leicht, die einzelnen Fasern auf ihrem Verlaufe zu verfolgen. Bald jedoch tritt durch eine weitere Vermehrung der Fasern allmählich eine Verfilzung derselben ein. Dabei haben die Fasern an Stärke zugenommen, und die frühere Orangefärbung des Cytoplasmakörpers ist einer mehr bräunlichen gewichen.

Eine Verfilzung der Fasern zeigt sich namentlich etwa in der Mitte ihres Verlaufs von der Kernmembram zur Zellwandung (cf. Tafel-Fig. 6), so dass man gewöhnlich eine dunkler gefärbte Plasmazone von einem inneren und einem äusseren helleren Ring unterscheiden kann. Die beiden letzteren besitzen oft noch eine an Orange er-

innernde Färbung. Von der dunkleren, bräunlich tingirten Mittelzone aus schreitet die Verfilzung nach der Kernhöhle hin fort, so dass man bald nur noch einen äusseren hellen und einen inneren dunkelen Ring von Cytoplasma beobachten kann. Die Hauptfasern zeigen zunächst noch einen rein radiären Verlauf. In kurzer Zeit jedoch kann man bemerken, wie sie sich der Kernwandung anzuschmiegen beginnen. Die Folge davon ist, dass ein ähnlicher Fasermantel auftritt, wie er auch von Belajeff und Strasburger bei den Kernen der Pollenmutterzellen von Larix europaea beobachtet wurde. In der Kernhöhle selbst habe ich keine Fäden bemerken können, welche die Chromosomen untereinander oder mit dem Nucleolus verbunden hätten. Es kann auch möglich sein, dass sie ebenso, wie es Farmer[1]) für die Kerne der Pollenmutterzellen von Lilium angiebt, wenn sich die Chromosomen an der Kernwand gruppirt haben, nicht mehr unterschieden werden können. Grösstentheils stimmen die Verhältnisse, die Strasburger bei den Pollenmutterzellen der Liliaceen constatirte[2]), mit den bei Triticum auftretenden Erscheinungen überein. An seinen mit Alkohol und Chromosmiumessigsäure fixirten, mit Safranin oder Fuchsin-Jodgrün tingirten Präparaten fand er bei Aussonderung der Segmente an der Kernwandung die Kernhöhle leer. Manchmal traten zarte Fäden auf. „Augenscheinlich ist das gesammte oder so gut wie das gesammte Gerüst des ruhenden Kerns in der Bildung der Chromosomen aufgegangen. Dann löst sich der Nucleolus zum Theil oder vollständig auf. Es schwindet die Kernwandung; das umgebende Cytoplasma dringt allseitig vor, die Chromosomen rücken dementsprechend zusammen, und zwischen ihnen werden die Spindelfasern sichtbar.“

In der Hauptsache verhält sich Triticum ebenso, nur habe ich, wie vorher erwähnt, nie auch noch so zarte Fäden in der Kernhöhle entdecken können, und ferner löst sich der Nucleolus immer vollständig vor Eintritt der

1) Flora 1895.
2) Strasburger, E., Karyokinetische Probleme.

Spindelbildung. Wenn nun auch Fäden in der Kernhöhle der Pollenmutterzelle vorhanden sind, die nicht fixirt sein sollten, so erscheint mir doch zweifellos, dass der grösste Theil der Spindelfasern seinen Ursprung aus dem umgebenden Cytoplasma nimmt. Ob und inwiefern der Nucleolus sich am Aufbau der Spindelfasern betheiligt, muss ich dahingestellt sein lassen.

Die in der Pollenmutterzelle entstandene Spindel streckt sich sehr rasch zu der bekannten zweipoligen Figur. Nur sehr selten bekommt man Uebergangsstadien zu sehen, wo die Fasern nach 3 Polen orientirt erscheinen.

Bei der ausgebildeten zweipoligen Spindel fiel mir auf, wie besonders die äusseren nach den Polen zu convergirenden Fasern, im Aequator angelangt, nicht in der Spindelfigur blieben und dem gegenüberliegenden Pole zuliefen, sondern dass sie ihre Richtung beibehielten (cf. Tafel-Fig. 7). Dabei schienen manche blind im faserigen Cytoplasma zu endigen, und es kam vor, dass ihre Enden dann eine bogenförmige Krümmung erfuhren. Manche verzweigten sich auch. Andere hinwieder setzten sich bis an die Zellwand fort, um dort zu endigen. Die Färbung der Fasern ist eine gleichmässig bräunlich-violette. Beim Auseinanderweichen der Chromosomen an der Spindel findet sich auch hier die Annahme bestätigt, dass die sekundären Spindelfasern, an welchen die Chromosomen liegen, aus zweierlei Fasern bestehen; erstens aus solchen, welche an den Chromosomen endigen, und dann aus solchen, welche von Pol zu Pol laufen. Das Auseinanderweichen der Chromosomen geschieht nun, wie schon im vorhergehenden Abschnitte erwähnt, durch Contraction der in den sekundären Fasersträngen vorhandenen, an den Chromosomen befestigten Fasern, und zwar gleiten die Chromosomen an den durchgehenden Fasern den Polen zu. Hierdurch kommt es, dass der zwischen den Polen und den auseinander gewichenen Chromosomen befindliche Spindeltheil viel dunkler gefärbt erscheint, und die einzelnen Fasern nicht mehr deutlich von einander unterschieden werden können. Der zwischen den beiden Chromosomenpartieen befindliche Theil der Spindel lässt jedoch seine deutlich getrennten Fasern

sehr gut erkennen und markirt sich bei sehr schwacher Vergrösserung oder Abblendung als ein heller Fleck, im Gegensatz zu den jenseits der Chromosomenplatten den Polen zu liegenden dunkleren Theilen der Spindel. Was die Spindelform angeht, so sei noch bemerkt, dass der grösste Querdurchmesser der Spindel sich immer da befindet, wo die Kernsegmente liegen, da diese die Spindelfasern etwas auseinandertreiben. In jungen Stadien liegt er also immer im Aequator der Spindel. Hier zeigt sich also die typische Spindelfigur. Wenn die Tochterchromosomen auseinanderweichen, so erhält der Umriss der Spindelfigur mehr die Gestalt eines Sechsecks. Diese Figur ist dadurch entstanden, dass die Chromosompartieen der Tochterkernanlagen bei ihrem Auseinanderweichen die vorher nach den Polen hin zusammenneigenden Spindelfasern eine Strecke weit auf beiden Seiten des Aequators auseinander gedrängt haben, so dass jetzt der grösste Querdurchmesser sich in der Zone zwischen beiden Tochterkernanlagen befindet.

Wenn die Tochtersegmente an den Polen angelangt sind, beginnt in der Aequatorialgegend der Spindel die Anlage der Theilungswand. Die Spindel, deren Längsaxe Anfangs durch die beiden Pole ging, wird allmählich durch Substanzeinlagerung in der Mitte ihrer Fasern breiter. Bei dem weiteren Wachsthum der neuen Zellwand werden die Spindelfasern immer mehr seitlich hervorgedrängt, so dass man oft Kugelform der Spindel beobachten kann. Aus dieser geht sie dann schliesslich, wenn die Pollenmutterzellwand auf allen Seiten von der neuen Wandung erreicht ist, in eine Spindelform über, deren Längsaxe jetzt aber senkrecht zu der der Anfangsspindel liegt. Hierbei tritt die Eigenthümlichkeit auf, dass die nach aussen liegenden Fasern viel dunkler tingirt sind, als die übrigen. Ich glaube nicht, dass die dunklere Färbung, welche diese äusseren Spindelfasern annehmen, lediglich darauf zurückzuführen ist, dass sich mehrere Fasern decken, vielmehr scheinen mir diese Fasern viel dicker und stärker zu sein als die inneren. Dafür zeugt auch Figur 8, in welcher die äusseren Spindelfasern als fast gerade, nach der früheren

Aequatorialgegend der Spindel zu dicker werdende, secrete Linien sich erkennen lassen, während die inneren nur noch unregelmässig faserig erscheinen und theilweise schon wieder in verworrene Cytoplasmafäden übergegangen sind. Wenn man das Verhalten der Spindelfasern bei Vollziehung der Viertheilung betrachtet, so sieht man auch hier die äusseren Spindelfasern übereinander liegen und in Folge dessen dunkler erscheinen, aber doch in ganz anderer Weise, als es uns die Spindelfasern bei der vorhergehenden Theilung zeigen. Ueber die Aufgabe, welche diese starken Spindelfasern zu erfüllen haben, vermag ich nichts Bestimmtes anzugeben.

Die Reduktion der Chromosomenzahl bei Triticum.

Im Anschluss an die beiden vorhergehenden Abschnitte seien noch die Ergebnisse zusammengefasst, welche bezüglich der Reduktion der Chromosomenzahl bei Triticum gewonnen worden sind.

Zunächst will ich jedoch noch erwähnen, dass in den Kernen der vegetativen Theile des Blüthenstandes für gewöhnlich 16 Kernsegmente vorhanden sind. Allerdings kann die Zahl variiren, denn ich habe in einem vegetativen Kerne des Antherengewebes auch 24 Segmente constatiren können. Die meisten vegetativen Kerne aber, die ich auf ihre Chromosomenzahl hin untersuchte, enthielten 16.

In dem Kern der Embryosackmutterzelle jedoch finden sich nur 8 Kernsegmente; und auch bei der Ausbildung der Spindel (cf. Tafel-Fig. 2) bemerken wir deutlich diese Reduktion der Chromosomenzahl auf die Hälfte.

Auch in den Pollenmutterzellen kann man 8 Chromosomen unterscheiden. Hier ist also ebenfalls eine Reduktion der Zahl um die Hälfte eingetreten. Auch die nächsten Teilungsfiguren weisen 8 Kernsegmente auf (cf. z. B. Tafel-Fig. 9). Bis zur Ausbildung der einzelnen Pollenkörner habe ich die Zahl der Chromosomen controlliren können und constant 8 gefunden.

Und so ist, namentlich wenn wir noch die bis jetzt bekannten Untersuchungen über diesen Gegenstand bei

anderen Pflanzen in Betracht ziehen, anzunehmen, dass die bei der Befruchtung sich vereinigenden Kerne je 8 Chromosomen besitzen, so dass im befruchteten Ei die ursprüngliche Zahl der Chromosomen wieder erreicht ist, welche Zahl man auch bei den folgenden Theilungen des Eis constatiren kann (vergl. Tafel-Fig. 11).

Die Befruchtung.

Die vorher geschilderten Vorgänge der Entwicklung der Embryosackinitiale bis zum ausgebildeten Embryosack und der Pollenmutterzelle bis zur Pollenreife vollzogen sich im Jahre 1895 innerhalb 20 Tagen und zwar fand sie vom 10. bis zum 30. Mai statt. Am letzten Tage des Mai begann schon die Blüthe, welche sich bis in die erste Woche des Juni hinein erstreckte.

Der Vorgang des Aufblühens besteht im Oeffnen der Spelzen; dabei werden die Staubfäden sehr schnell gestreckt, so dass man bald die Antheren an den zarten, weissen Fäden hinausragen sieht. Die Antheren haben sich vorher schon an den Spitzen geöffnet. Es kann in Folge dessen fast immer Selbstbefruchtung eintreten. Erst wenn sie zur Blüthe hinausnicken, öffnen sich die Antheren ganz, indem sie der Länge nach weiter aufreissen. Hierbei werden die glatten Pollenkörner durch den Wind davongetragen und können auf die Narben anderer Blüthen gelangen, deren gebogene, federförmige Narbenschenkel sich oft durch die beim Auseinanderweichen der Spelzen entstehenden Lücken mit ihren oberen Theilen hinausdrängen. So ist also auch diese Weizenvarietät auf Selbst- und Fremdbestäubung eingerichtet.

Der auf und zwischen die Narbenschenkelpapillen gefallene Pollen treibt einen Schlauch, so dass sich uns ein ganz ähnliches Bild darbietet, wie es Strasburger[1]) für Alopecurus pratensis angegeben hat. Nachdem er durch den Narbenschenkel hindurchgewandert ist, tritt er in das

1) Strasburger, E., Neuere Untersuchungen über den Befruchtungsvorgang bei den Phanerogamen.

an dessen Grunde befindliche Leitgewebe ein, dessen Zellen eine ähnliche Form haben, wie die der Narbenschenkel. Sie sind nämlich im Gegensatze zu den isodiametrischen Zellen des übrigen anstossenden Gipfelpolster-Gewebes lang ausgezogen, wodurch dem Pollenschlauch sein Vordringen sehr erleichtert wird. Während die benachbarten Zellen alle dicht mit Stärke erfüllt sind, findet sich im Leitungsgewebe nie ein Stärkekorn.

Ist der Pollenschlauch durch diese Leitzellen hindurchgedrungen, so trifft er auf das äussere Integument des fast anatropen Ovulums. In der Lücke der Fruchtknotenhöhlung, welche zwischen diesem äuseren Integument und dem umliegenden Fruchtknotengewebe freigelassen wurde, wächst er nun abwärts und erreicht, selten in gerader Richtung vordringend, sondern gewöhnlich mehrere Krümmungen vollziehend, die Mikropyle. Hier drängt er die papillös vortretenden Zellen des Nucellus auseinander, um sich einseitig an die Eizelle zu legen. Da sich der Inhalt des Pollenschlauchs intensiv roth oder gelblich färbt, so ist es leicht, am äusseren Integument entlang die durchschnittenen Stücke des öfters gekrümmten Schlauchs zu bemerken. Durch die Eigenschaft des Pollenschlauchs den aufgenommenen Farbstoff mit grosser Energie festzuhalten, war es mir jedoch leider unmöglich, das Verhalten der Kerne zu beobachten, Ich habe nur sehr selten, und dann noch undeutlich, einen Kern beobachten können, der dem Schlauchende nahe lag.

Nachdem durch Vereinigung des Spermakerns mit dem Eikern die Befruchtung vollzogen ist, umgiebt sich die Eizelle mit einer zarten Cellulosemembran. Die Reste des Pollenschlauchs bleiben noch lange neben dem Ei sichtbar. Noch wenn dieses zehnzellig geworden ist, habe ich sie, stark orange gefärbt, sehen können.

Die Bildung des Endosperms.

Wir erinnern uns, dass vor der Befruchtung die beiden Polkerne des Embryosacks sich zum sekundären Embryosackkern vereinigt haben. Dieser Doppelkern beginnt nach

einiger Zeit, wobei man noch immer einen zarten Streifen bemerken kann, der auf seine Entstehung durch Verschmelzung zweier Kerne hindeutet, sich zu theilen. Die erste Theilung tritt gewöhnlich schon dann ein, wenn der Pollenschlauch im Embryosack angekommen ist und sich an die Eizelle angelegt hat. Nachdem die Befruchtung durch die Vereinigung des Spermakerns mit dem Eikerne vollzogen ist, hat der Endospermkern sich schon mehrfach getheilt. Durch weitere Theilungen wird zunächst der protoplasmatische Wandbeleg des Embryosacks gebildet, eine Schicht, welche den ganzen Embryosack auskleidet. Wie schnell diese Theilungen vor sich gehen, zeigt der Umstand, dass, wenn das Ei erst dreizellig geworden ist, die Nachkommen des sekundären Embryosackkerns schon den ganzen Embryosack innen mit einer kernreichen Plasmaschicht vollständig bedeckt haben.

Eine andere Folge der Befruchtung ist die, dass der Fruchtknoten beginnt an Umfang zuzunehmen. Nucellus und Embryosack besonders fangen an zu wachsen und sich auszudehnen. Der inzwischen angelegte Wandbeleg folgt der Ausdehnung des Embryosacks, dessen Inneres er auskleidet, und man kann fortwährend die Kerne in reger Theilungsthätigkeit sehen. Die nächsten Nachkommen des sekundären Embryosackkerns sind sehr gross, gewöhnlich 8 bis 10 mal grösser als die des umgebenden Nucellargewebes. Sie färben sich sehr schön violett, und ihre Fäden lassen oft sehr deutlich die Chromatinplättchen sehen. Zwischen den Kernfadenschlingen findet man sehr viele röthlich tingirte Kernkörperchen, manchmal 8 an der Zahl. Das Cytoplasma ist zunächst fast rein orange, später mehr bräunlich violett gefärbt, während die Spindelfasern Anfangs zart violett erscheinen, um nach wiederholter Kerntheilung ein der Farbe des Cytoplasmas ähnliches Braunviolett zu zeigen.

Die Kerntheilung ist, wie bei der Endospermbildung aller rasch wachsenden Embryosäcke, eine freie, das heisst eine von Zelltheilung wenigstens vorläufig noch nicht begleitete. Allerdings sieht man hier und da schon den Versuch der Anlage einer Zellplatte im Aequator mancher

Spindeln, doch findet man zunächst nie ausgebildete Zellwände im Endosperm.

Der dünne Wandbeleg zeigt auf einer Flächenansicht die Kerne ziemlich gleichmässig vertheilt. In älteren Zuständen kann man um jeden Kern eine dichtere Cytoplasmamasse hofartig angesammelt finden. Dort, wo die Cytoplasmahöfe benachbarter Kerne zusammentreffen, grenzen sie sich später ab, um jeder für sich mit seinem Kern eine Endospermzelle zu bilden. Ein Durchschnitt durch diesen Wandbeleg lässt einen schmalen, cytoplasmatischen Streifen sehen, der in regelmässigen Abständen durch die in ihm eingeschlossenen Kerne hervorgewölbt erscheint. Nachdem die innere Auskleidung des Embryosacks, der allmählich eine keulenförmige Gestalt erhalten hat, durch den beschriebenen Wandbeleg bewerkstelligt ist, beginnt von dem der Mikropyle zu liegenden, das unterdessen mehrfach getheilte Ei einschliessenden Ende des Embryosacks die weitere Ausbildung des Endosperms. Dieses füllt, vermehrt durch schnelle Theilungen, bald den verjüngten Theil des Embryosacks aus und wächst weiter hinauf in den ausgebuchteten Theil. Da gerade in diesem hauptsächlich das Anwachsen des Embryosacks vor sich geht, so musste der Wandbeleg durch fortwährende Theilungen dafür sorgen, dass seine dünne Schicht ungefährdet dem Wachsthum des Embryosacks folgen konnte. So sehen wir, dass er erst sehr spät nach innen Zellen abgiebt, während das von unten heraufwachsende Endosperm die von ihm freigelassene Höhlung ausfüllt. Zur Zeit, wo an der Embryoanlage das Dermatogen sich zu markiren beginnt, ist der ganze Embryosack dicht mit Endosperm erfüllt. Stärkekörner erscheinen aber erst dann im Endosperm, wenn beim Embryo schon eine deutliche Differenzirung der Plumula und Radicula eingetreten ist.

Die Antipoden.

Schon in dem Abschnitte, welcher die Entstehung und Entwicklung des Embryosacks behandelte, habe ich auf die grosse Zahl der Antipoden hingewiesen, welche

bei Triticum auftritt. In dem Stadium, wo die beiden Polkerne auf einander zu rückten, zählte ich 12, in Embryosäcken, wo die Polkerne neben einander lagen, waren schon 16, 20 und mehr vorhanden. Nach Vereinigung beider Kerne war die Zahl auf 36 und höher gestiegen. Dann trat eine Ruhepause in der Theilung ein, und die Antipoden gingen allmählich zu Grunde.

Mit dem Wachsthum des Embryosacks ändert sich auch die Lage der Antipoden. In jugendlichen Embryosäcken, wo sie fast die Hälfte des Sacks einnehmen können, sind sie dem der Chalaza zu liegenden Theile des Embryosacks angeheftet. Bei diesem Stadium würde eine Linie, welche den Embryosack in seiner Längsrichtung halbirte, zugleich den Antipodencomplex in zwei Hälften theilen. Dies Verhältniss bleibt so lange bestehen, als der Embryosack sich gleichmässig nach allen Seiten hin vergrössert. Bald aber beginnt die dem Gipfelpolster zugekehrte Seite stärker zu wachsen, während die nach der Ansatzstelle der Frucht an der Spindel zugewandte Seite nur eine sehr geringe Vergrösserung erfährt. So kommt es denn, dass schon vor der Befruchtung der Antipodencomplex mehr an die untere Seite gerückt erscheint. Eine jetzt durch die Längsrichtung des Embryosacks gelegte Halbirungslinie würde höchstens noch einige an der Pheripherie des Antipodencomplexes liegende Zellen streifen können. Durch das nach der Befruchtung noch mehr gesteigerte Wachsthum der dem Gipfelpolster zugekehrten Seite des Embryosacks finden wir die Antipoden bald in der Mitte der gegenüberliegenden Embryosackwandung ganz in der Nähe der Mikropylgegend angelangt. Bis nach Eintritt der Befruchtung zieht sich eine breite Cytoplasmabrücke von ihnen bis zu den Synergiden und dem Ei hin. Auch die beiden Polkerne, resp. der sekundäre Embryosackkern und seine Nachkommen sind von diesem Plasma eingeschlossen. Beim Grösserwerden des Embryosacks treten mehrere Vakuolen in dieser cytoplasmatischen Bahn auf. Nach der Befruchtung zerreisst sie und ist bald nicht mehr zu erkennen.

Bei näherer Untersuchung der einzelnen Antipodencomplexe ergiebt sich Folgendes.

In jüngeren Zuständen, das heisst, wenn noch verhältnissmässig wenig Antipoden gebildet sind, kann man zunächst einen dunkeln, intensiv röthlich gefärbten Plasmakörper unterscheiden, in welchem viele Kerne eingebettet sind. Diese besitzen einen tief violett gefärbten Kernfaden und führen gewöhnlich 1 oder 2 röthliche Kernkörperchen. Bald bemerkt man, wie in dieser anscheinend ungeformten Plasmamasse eine gewisse Struktur auftritt. Um jeden Kern nämlich grenzt sich im Bogen ein Theil des Cytoplasmas ab, welcher Vorgang sich auch wiederholt, wenn durch Theilung neue Kerne gebildet werden. Wie die Kerntheilung hier vor sich geht, ob direkt oder indirekt, kann ich nicht entscheiden. Ich wäre eher geneigt, eine Theilung auf direktem Wege anzunehmen, da ich bei den vielen Hunderten von Antipodenkernen, die ich beobachten konnte, niemals eine Spindelbildung oder eine für die indirekte Kerntheilung typische Chromosomengruppirung bemerkt habe. Die Färbung der Antipodenelemente bleibt dieselbe bis ungfähr zu dem Zeitpunkte, wo der Pollenschlauch in dem Embryosacke angekommen ist. Ihre Zahl hat aber in dem vorhin geschilderten Maasse zugenommen; zugleich ist ihre plasmatische Substanz in gleicher Weise vermehrt worden, so dass wir jetzt einen Haufen grosser, plasmagefüllter Zellen vor uns sehen, deren Kerne durch Grösse und Chromatinreichthum auffallen. Dasselbe Aussehen bieten sie auch noch kurz vor der Befruchtung. Dann aber bemerkt man, wie sie allmählich anfangen desorganisirt zu werden. In den vorher so prall von Cytoplasma erfüllten Zellen treten Vakuolen auf. Diese nehmen immer mehr an Zahl und Grösse zu. Die Zellen fallen in sich zusammen. Unterdessen beginnen sich auch Desorganisationserscheinungen im Kern bemerkbar zu machen. Das früher mehr röthliche Kernkörperchen wird gelb oder orange. Es wird grösser und grösser und nimmt verschiedenartige, meist gelappte Gestalten an, während in seinem Innern Vakuolen verschiedener Grösse auftreten (cf. Tafel-Fig. 12). Der Kernfaden ist in Stücke zerfallen, welche eine krause Oberfläche besitzen (cf. Tafel-Fig. 12 und 13). Die Corrosion schreitet von Aussen nach Innen

fort und dokumentirt sich dadurch, dass der eigentliche Körper des Kernsegments reducirt wird, während eine Menge von feinen, faserigen Fortsätzen sich gebildet haben, welche von der Oberfläche des zu Grunde gehenden Chromosoms nach allen Seiten hin sich ausstrecken. Das Cytoplasma hat unterdessen eine violette Färbung angenommen und ist immer mehr reducirt worden. Der Umfang der Kerne hat zugenommen. Die Lagerung der Antipoden erinnert fast an Strickleitern, deren Seitenstränge durch die Cytoplasmareste gebildet, und deren Sprossen durch die Kerne vertreten sind. Bald schnurren auch die übergrossen Kernhöhlen zusammen. Dann strecken sie sich oder werden von dem wuchernden Endosperm plattgedrückt, bis sie schliesslich ganz zu Grunde gehen, nachdem schon vorher auch das Kernkörperchen immer kleiner geworden und endlich verschwunden war.

Was geschieht nun mit dem ungeheuren Vorrath an plasmatischen Stoffen, der in den Antipoden angehäuft war?

Zunächst glaubte ich, sie würden zur Ernährung des befruchteten Eis verwandt, doch kam ich bald von dieser Ansicht ab.

Wenn nämlich die Antipoden grösstentheils verschwunden sind, hat das Ei erst wenig Theilungen vollzogen und nur eine geringe Vergrösserung erfahren, so dass es gar nicht als wahrscheinlich gelten kann, dass die Stoffe, welche den verhältnissmässig 20 mal grösseren Complex der Antipoden aufbauten, zu seinem Wachsthum verbraucht sein sollten. Durch die Verschmelzung mit dem Spermakern ist auch ein ziemlich grosser Chromatinvorrath in dem Eikern vorhanden. Ausserdem ist es wohl sicher, dass das Ei auch noch die plastischen Stoffe der Synergiden in sich aufgeommen hat.

Alle Anzeichen deuten vielmehr darauf hin, dass die Antipoden als Bildungsmaterial für das Endosperm gedient haben. Führen wir uns zunächst das Bild vor Augen, welches der Embryosack nach dem Eintritt der Befruchtung bietet.

In seinem engeren, der Mikropyle zu liegenden Theile befindet sich das befruchtete, mit einer Membran abge-

grenzte Ei, neben ihm die Reste der Synergiden und des Pollenschlauchendes. Im weiteren Theile des Embryosacks kann man die noch ziemlich lebenskräftig erscheinenden, aber doch schon die Symptome der beginnenden Auflösung zeigenden Antipoden angehäuft sehen. Vor dem Ei, an der Stelle, wo der engere Theil des Embryosacks sich auszubuchten beginnt, in der Gegend also, wo vorher der sekundäre Embryosackkern sich befand, zeigen sich schon 4 Kerne, welche durch indirekte Theilung aus ersterem hervorgegangen sind. Sie liegen zu 2 und 2 bei einander; die zwischen ihnen befindlichen Spindelfasern sind zum grössten Theile noch nicht aufgelöst. Das Cytoplasma, in welchem diese Kerne eingebettet sind, erscheint orange. In der Nähe der Kerne hat es sich dichter angesammelt. Die Spindelfasern sind prachtvoll violett gefärbt, ebenso die sehr nucleolenreichen Kerne. Während der nächsten Theilungen dieser Kerne beginnt, schon deutlich bemerkbar, in den Antipoden die Auflösung. Das Antipodencytoplasma erhält eine bräunliche und bald violette Färbung. Aehnlich zeigt sich nun auch das Cytoplasma tingirt, welches die schon ziemlich zahlreichen, bis jetzt gebildeten Endospermkerne umgiebt. Die Fasern der jetzt auftretenden Kernspindeln färben sich bräunlich. In den Antipoden steigert sich die Auflösung, welche Anfangs langsam von statten ging, immer mehr. Zugleich theilen sich die Endospermkerne schnell und schneller. Das Endosperm beginnt in ungeheurer Weise zu wuchern. Der sich verjüngende Theil des Embryosacks ist bald erfüllt von seinen Massen. Die ganze übrige Innenseite des Embryosacks ist von dem wuchernden Endosperm überzogen. Dabei zeigt das Cytoplasma des letzteren immer noch eine violette Färbung. Die Kerne erscheinen sehr chromatin- und nucleolenreich, und ihr Umfang ist noch immer bedeutend grösser, als derjenige der Kerne des umliegenden Gewebes.

Unterdessen ist die Desorganisation der Antipoden noch weiter geschritten. Sie, die vorher an Masse die übrigen Zellen des Embryosacks zusammen um das zehnfache übertrafen, liegen jetzt verkümmert und zusammengefallen der Embryosackwand angedrückt. Nur noch einige

kärgliche Reste von Antipoden strecken sich schliesslich an der Wand aus und erwarten ihren Auszehrungstod, während das von ihnen sich nährende Endosperm im Embryosack sich breit macht und darauf wartet, auch den bescheidenen Raum noch auszufüllen, den jene inne haben.

Die Gründe, die mich zu der Annahme veranlassen, dass die Antipoden als Bildungsmaterial für das Endosperm verwandt werden, sind zunächst die geschilderte schnelle Ausbreitung des Endosperms bei gleichzeitigem Untergang der Antipoden, dann aber die Veränderung der Färbung im Cytoplasma des Endosperms, welches eine ebenso violette Tinktion erfährt, wie das Antipodencytoplasma. Auf den ersten Punkt brauche ich wohl nicht näher, als es im Vorhergehenden geschehen ist, einzugehen. Ich wende mich gleich zum zweiten.

Der durch die Vereinigung beider Polkerne entstandene sekundäre Embryosackkern ist sehr chromatinreich. Er kann leicht seine ersten Theilungen vollziehen, ohne viel chromatinhaltige Substanz von aussen aufzunehmen. Sein Cytoplasmahof ist gewöhnlich rein orange gefärbt. Die Antipoden zeigen sich noch vollständig unverändert. Nach den ersten Theilungen des sekundären Embroysackkerns bemerkt man, wie sein orange gefärbtes Cytoplasma einen violetten Anflug erhält. Unterdessen hat nämlich die Auflösung der Antipoden begonnen, und zwar zunächst die ihrer Chromatinelemente, wobei das umliegende Cytoplasma violette Färbung erhielt. Die Lösung der Chromatinstoffe ist weiter gewandert in das Cytoplasma, welches die Endospermkerne umgiebt. Hierdurch ist die Aenderung der Farbe desselben bewirkt worden.

Bei den ferneren Theilungen der Endospermkerne kann man bald deutlich sehen, wie das sie umschlossen haltende Cytoplasma ganz dieselbe Violettfärbung erhält, wie die Cytoplasmareste der Antipoden. Diese Färbung dauert noch eine Zeit lang nach dem Untergang der Antipoden fort, bis das Cytoplasma schliesslich wieder bräunlich-orange tingirt erscheint und die Kerne, die vorher sehr in ihrem Umfang variirten, eine gleichmässige, wenn auch geringere Grösse erhalten. Ich glaube damit wahrscheinlich

gemacht zu haben, dass die Substanzen der Antipoden zum Aufbau des Endosperms benutzt werden. Damit will ich jedoch nicht behauptet haben, dass das Endospermgewebe nur aus den Antipoden seine Nahrung schöpfe. Es ist vielmehr anzunehmen, dass auch das durch die Vergrösserung des Embryosacks verdrängte Nucellargewebe dieselbe Aufgabe zu erfüllen hat, und ferner durch den Funiculus eine Zuleitung von Nahrungsstoffen erfolgt. Und so bin ich zu folgendem Ergebniss gekommen.

Das Endosperm baut sich zunächst hauptsächlich aus den Antipodenstoffen auf, nach deren Aufzehrung es seine Nahrung dem umgebenden Nucellargewebe entnimmt, welches dann auch, und zwar ausschliesslich der Epidermis, vollständig aufgebraucht wird. Daneben werden fortwährend durch den Funiculus neue plastische Stoffe der Samenanlage zugeführt, von welchen auch der grösste Theil für den Aufbau des Endosperms verwandt wird.

Das Verhalten des Ovulums im sich entwickelnden Fruchtknoten.

Der Stempel von Triticum entsteht aus nur einem Fruchtblatte, welches unterhalb der Spitze der Blüthenaxe entspringt und sich Anfangs als ein kleiner, nach vorne stehender, halbringförmiger Wall markirt.

Dieser Wall schliesst bald zu einem Ringe zusammen. Sein nach vorne liegender Theil wächst schneller in die Höhe als der hintere, wodurch der letztere abwärts eingebuchtet erscheint. Jetzt treiben die seitlichen Ränder des Fruchtblattes kegelförmige Vorstülpungen, die Anlagen der beiden Narbenschenkel. Bald schliessen auch die Ränder der Einbuchtung auf der Hinterseite des Carpelles zusammen. Das so entstandene Ovarium birgt in seinem Innern das Ovulum.

Eine Untersuchung der jüngeren Entwicklungszustände der Frucht zeigt, dass die Anheftungsstelle der Ovularanlage gerade ihrem Scheitel gegenüber liegt. Sie bildet als axenbürtiges Organ das obere Ende der Blüthenaxe. Eine durch die Ansatzstelle der Fruchtanlage und den

Ovularscheitel gelegte Mittellinie muss auch die Mitte der Basis des Ovulums treffen.

Diese atrope Stellung des Ovulums wird jedoch sehr bald geändert. Under dem einen, der Spindel zuliegenden Theile der Ovularbasis beginnt ein lebhaftes Längenwachsthum, wodurch das Ovulum auf dieser Seite in die Höhe gehoben wird. Da nun auf der anderen Seite das Wachsthum nur sehr langsam fortschreitet, so finden wir die Längsaxe des Ovulums bald in einem Winkel zu der der ganzen Fruchtanlage stehend; je älter die Frucht wird, desto grösser wird dieser Drehungswinkel, bis er schliesslich zur Zeit der Embryoanlage und weiterhin bis zur Reife etwa 2 R beträgt, wodurch aus der atropen fast eine anatrope Stellung der Samenanlage im Fruchtknoten erreicht worden ist.

Die Längsaxe der jüngsten Ovularanlage fällt mit der der Fruchtanlage zusammen. In dieser atropen Stellung verharrt das Ovulum nur kurze Zeit. Sehr bald beginnt es nach einer Seite hin zu dekliniren und bildet, wenn die Embryosackinitiale sich zu markiren beginnt, schon einen ziemlich bedeutenden Winkel, etwa $^1/_2$ R, mit der Mediane der Fruchtanlage zu bilden. Der Winkel ist ein R geworden, wenn der Kern der Embryosackmutterzelle im Spindelstadium steht, und ist schon weit über 1 R angewachsen, wenn der Kern der ihre 3 Schwesterzellen verdrängenden Embryosackzelle sich zum ersten Male getheilt hat. Bei den weiteren Altersstufen nimmt die Grösse des Drehungswinkels in ähnlicher Weise zu, so dass bei vollständiger Entwicklung des Embryosacks, nachdem schon die beiden Polkerne zum sekundären Embryosackkern vereinigt sind, die Winkelweite auf fast $1^1/_2$ R gestiegen ist. Jetzt tritt eine Verlangsamung in der Zunahme der Winkelgrösse ein, so dass, wenn das Ei schon 3zellig geworden ist, nur eine sehr geringe Zunahme gegen den vorherigen Zustand zu bemerken ist. Doch geht sie bei Weiterentwicklung der Embryoanlage wieder schneller von statten. Die Samenanlage erreicht dadurch eine immer mehr anatrope Stellung, bis schliesslich der Winkel 2 R gross geworden ist und beide Längsaxen wieder zusammenfallen.

Zuletzt noch einige Worte über die Integumente. Diese werden angelegt, wenn sich die Embryosackmutterzelle zu theilen beginnt, und zwar bildet sich das Innere zeitlich vor dem Aeusseren. Wegen der Beschränktheit des Raumes sind die Integumentwälle auf ihrer der Ansatzstelle der Frucht zuliegenden Seite schwächer ausgebildet als auf der entgegengesetzten Nucellusseite. Bei der weiteren Entwicklung der Frucht gleicht sich dies so aus, dass jedes beider Integumente im Durchschnitt 2 Reihen von ziemlich gleichgrossen Zellen zeigt. Das äussere Integument wird nach der Befruchtung allmählich zerdrückt und resorbirt, und zwar verursacht das Grösserwerden des Embryosacks und die damit verbundene Zunahme des Endosperms seinen Untergang. Das innere Integument bleibt dagegen erhalten und bildet die Samenhaut der reifen Frucht.

Lebenslauf.

Am 27. Januar 1874 wurde ich, Max Walther Koernicke, evangelischer Confession, zu Bonn geboren als Sohn des Professors der Botanik an der Königl. landwirthschaftlichen Akademie in Poppelsdorf, Dr. Friedrich August Koernicke und Marie geb. Kloscz. Nachdem ich bis Ostern 1893 das Kgl. Gymnasium zu Bonn besucht, bezog ich zu Beginn des S. S. 1893 die Rheinische Friedrich-Wilhelms-Universität, um Medicin zu studiren. Bei Beginn des W. S. 1893 liess ich mich in das Album der philosophischen Fakultät eintragen, um mich dem Studium der Naturwissenschaften zu widmen.

Vorlesungen hörte ich bei den Herren Docenten: Anschütz, Bender, Gothein, Hertz †, Kayser, Kekule von Stradonitz †, Koser, Laspeyres, Lorberg, Ludwig, Martius, Neuhaeuser, Noll, Pelmann, Pflüger, Pohlig, Rein, Schenck, Schimper, Strasburger, Strubell, Frhr. v. La Valette St. George, Voigt.

Je ein Semester nahm ich Theil an den botanisch-mikroskopischen Uebungen bei Herrn Geheimrath Strasburger, den Präparirübungen bei Herrn Geheimrath Frhrn. von La Valette St. George, den praktischen Uebungen im Chemischen Laboratorium bei Herrn Geheimrath Kekule von Stradonitz † und Herrn Professor Anschütz, den Uebungen im Bestimmen der Pflanzen bei Herrn Dr. Noll, den Botanischen Excursionen von Herrn Prof. Schimper, den Geographischen Uebungen bei Herrn Geheimrath Rein.

Ferner arbeitete ich je 2 Semester im Zoologischen Institute bei Herrn Professor Ludwig und im botanischen bei Herrn Geheimrath Strasburger.

Allen meinen Lehrern möchte ich an dieser Stelle meinen tiefgefühltesten Dank aussprechen, besonders Herrn Geheimrath Strasburger für die Anregung und die werthvollen Rathschläge, welche er mir bei Anfertigung dieser Arbeit gab.

Vom 1. April bis 1. October 1896 war ich am Kgl. botanischen Garten und Museum der Universität Göttingen als Assistent thätig. Dem Director des botanischen Gartens in Göttingen, Herrn Professor Peter, erlaube ich mir auch hier meinen besten Dank zu sagen für die mannichfache Belehrung, welche er mir während meines Göttinger Aufenthalts zu Theil werden liess. Am 1. October 1896 ging ich nach Bonn als Assistent am botanischen Institut der Universität.

Thesen.

1) Brassica napus L. und Brassica rapa L. sind als gute Arten anzusehen.
2) Eine ausschliessliche Ernährung der Mykorrhiza besitzenden Pflanzen durch die Mykorrhizenpilze ist nicht anzunehmen.
3) Das Läppchen am Embryo des Weizens ist nicht als Blattgebilde, sondern nur als Anhängsel des Scutellums aufzufassen.
4) Die Spindelfasern in den Kerntheilungsfiguren der Pollenmutterzellen gehen hauptsächlich aus Cytoplasma hervor.
5) Die centrale Placenta der Primulaceen hat eine analoge Bedeutung wie die der Caryophyllaceen.
6) Der Bütschli-Lauterborn'schen Auffassung betr. der Ursache der Diatomeenbewegung ist nach den neuesten Forschungen der Vorzug zu geben vor der O. Müller'schen.